

Peran Kalsium (Ca) dan Calmodulin (CaM) Dalam Mekanisme Adaptasi Tanaman Terhadap Cekaman Lingkungan

Robiatul Adawiyah¹⁾ dan Namriah²⁾

¹⁾ Jurusan Agroteknologi Fakultas Pertanian, UHO Kendari

²⁾ Jurusan Ilmu Tanah Fakultas Pertanian, UHO Kendari

Email corresponding author : robiatulada1@gmail.com

Diterima : 12 Maret 2019 – Disetujui : 01 September 2019

© 2019 Jurusan Biologi FMIPA Universitas Halu Oleo Kendari

Abstract

The availability of fertile lands for agriculture is going decrease due to the pressure of housing and industrial interests. These problems force the development of agricultural businesses should lead to the use of problematic land (marginal) with various environmental stress problems. Marginal land includes dry land, acid land and land affected by salt. One alternative in supporting efforts to increase food crop production on marginal land is the use of tolerant crops. Tolerant plants are strongly related to the role of calcium (Ca) and calmodulin (CaM, calcium modulated protein), which is a functional protein in cells. The performance of Ca^{2+} -Calmodulin in regulating plant adaptation to environmental stress can be through two possibilities, namely: Ca^{2+} -Calmodulin can cause physical strength of plants through plant membrane integrity and Ca^{2+} -Calmodulin can affect plant physiology activities through its influence on metabolic activity, ion balance in cytoplasm, growth regulator hormone activity and protein modification arrangements. With increasing membrane stability, plants are able to adapt to environmental stresses. Stimulation from the environment will activate gene expression and metabolic activity, thus giving rise to the tolerance of plants to environmental stress.

Keywords : *calcium, calmodulin, environmental stress, adaptation mechanism*

PENDAHULUAN

Upaya untuk meningkatkan produksi tanaman pangan secara berkelanjutan terus-menerus dilakukan oleh pemerintah seiring dengan bertambahnya jumlah penduduk. Sementara desakan kepentingan perumahan dan industri menyebabkan laju penurunan luas lahan subur untuk pertanian semakin meningkat. Permasalahan tersebut memaksa pengembangan usaha pertanian harus

mengarah pada penggunaan lahan-lahan bermasalah (marginal) dengan berbagai permasalahan cekaman lingkungan. Lahan marginal tersebut antara lain lahan kering, lahan masam dan lahan terpengaruh garam. Lahan-lahan marginal mempunyai karakteristik yang khusus, sehingga dapat menimbulkan efek cekaman terhadap tanaman. Dengan demikian pemanfaatan lahan-lahan marginal memerlukan langkah-langkah tertentu untuk memperoleh hasil yang baik dan efisien.

Cekaman lingkungan terhadap pertumbuhan tanaman pada lahan marginal dapat disebabkan oleh pH rendah, kekeringan, efek garam, panas, dan suhu yang menimbulkan efek beku (Holmberg dan Bulow *dalam* Djukri, 2009).

Lahan masam biasanya diklasifikasikan sebagai tanah Ultisol atau Oksisol yang mencakup tanah-tanah yang sebelumnya dinamakan Podsolik Merah Kuning (PMK), Latosol atau Laterit (Subagyo *et al.* 2004; Praseto *et al.* 2005) alinitas juga merupakan salah satu cekaman yang paling banyak dijumpai. Di Indonesia terdapat sekitar 39,4 juta hektar tergolong lahan yang salin (Gedoan *et al.* 2004). Salinitas semakin mendapat perhatian dalam pertanian, karena menyebabkan kondisi tercekam pada tanaman (Nugraheni *et al.* 2003).

Kemampuan tumbuh tanaman tingkat tinggi sangat ditentukan oleh interaksinya dengan lingkungan. Faktor lingkungan yang merupakan faktor pembatas bagi pertumbuhan dan produksi tanaman adalah energi matahari, temperatur, ketersediaan hara, hama dan penyakit, kualitas bahan tanaman, dan aplikasi teknologi budidaya (Welles dan Norman 1991; Salisbury dan Ross 1992). Berbagai usaha pengembangan teknologi budidaya tanaman untuk mengatasi

masalah cekaman lingkungan telah dilakukan dalam mendukung upaya peningkatan produksi tanaman pangan. Salah satu rekayasa teknologi budidaya pertanian yang diharapkan dapat mendukung upaya tersebut adalah pemanfaatan tanaman toleran.

Pemanfaatan tanaman toleran tampaknya terkait dengan kinerja kalsium (Ca) dan calmodulin (CaM). Kalsium diduga mempunyai peran penting dalam upaya tanaman untuk dapat beradaptasi terhadap cekaman lingkungan. Peran kalsium berkaitan erat dengan kerja calmodulin yang merupakan protein fungsional dalam sel. Wilkins (1989) menyatakan bahwa beberapa kenampakan proses fotomorfogenesis berkaitan dengan mekanisme adaptasi tanaman terhadap cekaman lingkungan seperti perubahan potensial membran, gerakan daun, perluasan daun, dan sintesis pigmen, yang kesemuanya melibatkan proses induksi dan sintesis enzim melalui kerja fitokrom. Lebih lanjut dilaporkan oleh Denis dan Turpin (1990); Marschner (1995) bahwa induksi dan sintesis enzim tersebut berkaitan erat dengan keberadaan kalsium dan calmodulin.

KALSIUM DALAM TANAMAN

Peran Kalsium Pada Tanaman

Kalsium (Ca) merupakan unsur hara esensial bagi tanaman dan paling

tidak bergerak (*immobile*) di dalam tanaman (floem tanaman). Kalsium merupakan komponen lamela tengah dari dinding sel sebagai Ca-pektat yang berfungsi memperkuat jaringan tanaman. Kalsium juga mempertahankan keutuhan membran yang membatasi sitoplasma, vakuola, inti sel dan sebagainya dalam lingkungan pH rendah, dan juga apabila kandungan Na dalam larutan tinggi. Kalsium merupakan bagian dari enzim amilase, dan terdapat dalam bentuk kristal Ca-oksalat dan Ca-karbonat. Akibat kekurangan Ca pertumbuhan akar sangat terhambat, akar rusak, berubah warna dan mati. Hal ini didahului oleh terhentinya mitosis dan terjadinya sel-sel abnormal dengan inti ganda yang poliploid.

Kalsium terutama dibutuhkan di daerah pucuk yang membelah. Selama proses pembelahan, kalsium berperan sebagai *spindel* mitotik (Taiz & Zeiger, 1991). Kalsium juga berperan dalam membran plasma sebagai *second messenger*. Kalsium diperlukan untuk sintesis dinding sel baru, khususnya untuk lamella tengah. Pada lamella tengah kalsium membentuk ikatan elektrostatik dengan komponen organik (menggabungkan poligalakturonat dengan gugus RCOO^-). Pada membran, kalsium berperan menjaga kestabilan dan integritas membran. Stabilitas

membran terjaga oleh Ca yang berperan sebagai jembatan penghubung antara fosfat dan gugus karboksilat fosfolipid (Caldwell dan Hwang dalam Marschner, 1995), dan protein permukaan dengan membran (Legge *et al.* dalam Marschner, 1995). Kalsium melindungi membran dari efek Na^+ yang merusak dan mempertahankan keutuhan membran, serta menekan kebocoran K^+ sitosol (Salisbury dan Ross, 1992).

Kekurangan Ca akan menyebabkan disintegrasi struktur membran (Herht-Buholz dalam Marschner, 1995) dan menyebabkan hilangnya kompartementasi. Akibatnya defisiensi kalsium pada pucuk akan menyebabkan senesen. Meskipun Ca pada daun tua cukup banyak, tetapi karena kalsium bersifat immobil, proses redistribusi dari daun tua ke daun muda tidak dapat berlangsung. Senesen berhubungan erat dengan peroksidasi lipid membran, yang disebabkan meningkatnya kadar radikal bebas oksigen dan tingginya kadar Ca^{2+} sitosol. Defisiensi kalsium menyebabkan terjadinya kerusakan sel-sel apikal pada tunas dan daun yang menyebabkan tunas dan daun mati (<http://o-fish.com/Aquascaping/defisiensi.php>); pertumbuhan sistem perakaran terhambat, kurang sempurna malah sering salah bentuk (pusri.wordpress.com, 2007); dapat

menyebabkan rusaknya dinding sel dan tidak terbentuknya jaringan seperti petiola dan pucuk batang (Busler *dalam* Marschner, 1986). Konno *dalam* Marschner (1986) menegaskan bahwa efek defisiensi kalsium terjadi karena meningkatnya aktivitas poligalakturonase yang aktif dalam proses degradasi pektat. Kalsium merupakan substansi perekat dinding sel dalam bentuk kalsium pektat (Gardner, 1985), sehingga defisiensi kalsium menyebabkan rusaknya dinding sel.

Pada akar, adanya Ca di lingkungan akar mendukung pemanjangan sel akar. Pembentukan formasi dinding sel dipengaruhi oleh Ca^{2+} bebas pada sitosol dengan konsentrasi 0.1-1.0 μM atau lebih, melalui sekresi formasi *mucilage* atau *callose* (Marschner, 1995). Kalsium juga menstimulasi pengikatan enzim oleh membran akar tanaman (Rensing dan Comelius *dalam* Marschner, 1995), diantaranya ATP-ase pada membran plasma akar tanaman (Kuiper dan Kuiper *dalam* Marschner, 1995). Faktor pembatas ketersediaan kalsium untuk pertumbuhan secara optimal adalah konsentrasi kation lain pada lingkungan eksternal yang dapat menyebabkan proses *replacement*, misalnya oleh Al^{3+} dan H^+ . Pada pH tinggi maka Ca^{2+} dicounter oleh konsentrasi H^+ dan pada

pH rendah Ca^{2+} dicounter oleh konsentrasi Al^{3+} . Tingkat Ca^{2+} sitoplasma juga menentukan sistem transpor anion membran plasma dan membran tonoplas (Schroeder dan Hagiwara; Okihara *et al.* *dalam* Yamashita *et al.*, 1996)

Pada buah dan umbi, kalsium disuplai lebih banyak melalui daun. Salah satu contoh peran kalsium pada buah adalah sebagai konstituen α -amilase di dalam sel aleuron (Mitsui *et al.* dan Bush *et al.* *dalam* Marschner, 1995). Konstituen Ca α -amilase disintesis di retikulum endoplasma (ER) kasar. Sedangkan transpor Ca^{2+} melewati ER distimulasi oleh asam giberelin (GA) dan dihambat oleh asam absisik (ABA).

Transpor Kalsium dari Rhizosfer ke sel tanaman

Di daerah rhizosfer, kalsium (Ca) mencapai permukaan akar melalui aliran massa. Menurut Marschner (1995) rhizosfer diartikan sebagai daerah antara akar dan partikel tanah (*soil-root interface*). Dijelaskan sebelumnya oleh Rao (1994) bahwa rhizosfer dicirikan oleh lebih banyaknya kegiatan mikrobiologis dibandingkan kegiatan di dalam tanah yang jauh dari perakaran tanaman. Dilihat dari segi mineral nutrisi dan dinamikanya di dalam tanah, rhizosfer sangat penting untuk diamati mengingat akar selalu kontak dengan

daerah ini. Akar di dalam tanah tidak hanya sebagai *sink* dari hara nutrisi yang ditransportasikan ke permukaan akar, karena adanya aliran hara melalui difusi dan aliran massa. Namun karena adanya preferensi serapan antara hara dan air mengakibatkan adanya zona-zona berbeda antara beberapa unsur hara, yaitu akan tercipta zona pengeluaran (*depletion zone*) untuk unsur P dan K yang bergerak melalui difusi, serta zona penumpukan (*accumulation zone*) untuk ion kalsium (Ca^{2+}) yang bergerak dengan aliran massa. Ion Ca^{2+} yang mempunyai konsentrasi tinggi pada larutan tanah (bisa 200 kali unsur K) dan bergerak dengan aliran transpirasi maka Ca^{2+} akan menumpuk di sekitar permukaan akar, karena laju absorpsi yang jauh lebih rendah dibanding P dan K.

Hasil analisis diketahui bahwa ternyata kebutuhan kalsium cukup rendah sehingga terjadi penumpukan Ca pada permukaan akar, pada dinding sel (apoplas) dan pada permukaan eksterior membran plasma. Ion Ca selain bermuatan, juga berukuran relatif besar $r = 0.412 \text{ nm}$ (Marschner, 1995), dengan demikian transpor Ca melalui membran dari apoplas ke simplas memerlukan pemompaan aktif.

Pengangkutan kalsium dari akar ke bagian atas tanaman melalui xylem mengikuti aliran transpirasi. Ion Ca

melalui proses aliran massa dari daerah rhizosfer akan sampai di daerah apoplas di daerah eksterior membran plasma. Sampai di daerah ini, ion Ca tidak dapat langsung masuk ke dalam sitoplasma, sehingga membentuk zona penumpukan. Penumpukan juga disebabkan oleh pengikatan ion Ca secara elektrostatik oleh komponen organik dinding sel (Taiz & Zeiger, 1991). Kalsium juga berikatan secara kompleks dengan asam poligalakturonat pada lamela tengah. Dalam kondisi demikian ion Ca baru dapat diserap jika ion Ca dibebaskan dari ikatan komponen organik. Menurut Arif dan Newman dalam Shabala *et al.* (1997), ekstrusi H^+ ke dalam dinding sel dapat membebaskan Ca^{2+} .

Untuk dapat sampai ke sitosol, ion kalsium harus melewati membran plasma yang bersifat selektif permeabel. Karena ion kalsium berukuran besar dan bermuatan, maka pengangkutannya melewati membran harus secara aktif dan menggunakan energi fisiologis. Energi yang diperlukan untuk transport melalui membran disediakan oleh ATP hasil respirasi. Energi dalam sistem transport diperlukan pada proses: (1) transport radial melalui membran plasma, (2) transport menuju sistem *source* dan (3) *coupling* ATP langsung dalam mobilitas hara (Marschner, 1995).

Felle dan Evans *et al.* dalam Marschner (1995) menyatakan bahwa konsentrasi Ca^{2+} bebas di sitosol antara 0.1-0.2 μM atau 0.1-1.0 μM (Taiz dan Zeiger, 1991). Rendahnya konsentrasi Ca^{2+} di dalam sitosol berkaitan erat dengan perannya sebagai aktivator dan regulator pada banyak proses biologis, yang hanya pada konsentrasi rendah. Untuk menjaga konsentrasi Ca^{2+} sitosol pada tingkat rendah, dikembangkan suatu mekanisme regulasi Ca^{2+} . Mekanisme regulasi tersebut sebagai berikut: Kelebihan Ca^{2+} di sitosol menyebabkan terjadinya pemompaan Ca^{2+} sebagian ke vakuola dan sebagian lagi disimpan pada lumen retikulum endoplasmik (RE). Adanya pemompaan ke vakuola, menyebabkan tingginya konsentrasi Ca^{2+} di vakuola, hingga dapat mencapai 10^4 kali lebih besar dibanding konsentrasi Ca^{2+} sitosol (Schumacher & Sze dalam Marschner, 1995). Tingginya konsentrasi Ca^{2+} di vakuola juga memberikan kontribusi kesetimbangan kation-anion vakuola, dimana Ca^{2+} berperan sebagai *counter anion* anorganik (nitrat dan Cl^-) dan anion organik (malat dan oksalat) (Kinzel dalam Marschner, 1995).

Ada beberapa mekanisme pengangkutan ion kalsium melalui membran, antara lain ABA aktivasi (Schroeder dan Hagiwara dalam

Marschner, 1995); melalui *channels* Ca^{2+} (Picahard dan Ding dalam Marschner, 1995); pengangkutan aktif melalui Ca^{2+} -ATPase (Bush dalam Marschner, 1995); dan sistem $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ antiport (Blackford *et al.* dalam Marschner, 1995). Transpor aktif Ca^{2+} pada membran plasma yaitu Ca^{2+} -ATPase dan $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ antiport (Evans *et al.* dan Hirchi *et al.* dalam Askerlund, 1997) tetapi penyerapan ion Ca melalui Ca^{2+} -ATPase lebih utama. Hal ini disebabkan ion Ca mempunyai afinitas yang besar terhadap Ca^{2+} -ATPase. Ca^{2+} -ATPase distimulir oleh calmodulin (CaM, suatu protein fungsional di dalam sel). CaM mempunyai afinitas yang tinggi terhadap polipeptida plasma membran Ca^{2+} -ATPase. CaM dapat mengikat Ca^{2+} jika konsentrasi Ca^{2+} sekitar 10^{-6} M (Teiz dan Zeiger, 1991). Ca^{2+} dan Ca^{2+} -ATPase membentuk *CaM-binding* Ca^{2+} -ATPase yang aktif, antara lain terdapat pada membran plasma (Askerlund, 1997). CaM mungkin secara permanen berikatan dengan pompa Ca^{2+} .

Ada beberapa faktor yang berpengaruh terhadap serapan Ca^{2+} . Berbagai stimulan dapat memicu terbukanya *channel* Ca^{2+} pada membran plasma dan membran internal, yang menyebabkan masuknya Ca^{2+} dan terakumulasinya Ca^{2+} di sitosol. Sebagai contoh sitokinin berperan meningkatkan

konsentrasi Ca^{2+} sitosol melalui penyerapan Ca^{2+} dari medium. Namun demikian konsentrasi Ca^{2+} sitosol harus dipertahankan pada tingkat yang rendah, agar aktivitas biologisnya dapat dipertahankan yaitu antara 0.1-1.0 μM . Jika konsentrasinya meningkat dapat membahayakan fisiologis tanaman. Misalnya senesen pada daun diregulasi oleh konsentrasi Ca^{2+} sitosol. Hal ini secara esensial berlaku untuk semua sel eukariotik (Bush *dalam* Hwang *et al.*, 1997). Peningkatan konsentrasi Ca^{2+} sitosol mungkin menyebabkan turunnya aktivitas Ca^{2+} -ATPase membran plasma (Paliyath dan Thomson *dalam* Hwang *et al.*, 1997). Ca^{2+} -ATPase selain dapat memasukkan Ca^{2+} , ternyata dapat juga mengeluarkan Ca^{2+} (Taiz & Zeiger, 1991). Terhambatnya kerja Ca^{2+} -ATPase akan menghambat pengangkutan Ca^{2+} keluar dari sitosol, dan hal ini dapat menyebabkan konsentrasi Ca^{2+} tetap tinggi. Tingginya konsentrasi Ca^{2+} sitosol juga dapat menyebabkan terbukanya *channel* Ca^{2+} membran sel (Schroeder dan Handrich *dalam* Hwang *et al.*, 1997).

Untuk menjaga konsentrasi Ca^{2+} sitosol pada tingkat aktivasi biologi, maka regulasi Ca^{2+} sitosol harus dilakukan, terutama adanya peran organela sel sebagai penyerap dan tempat akumulasi Ca^{2+} , yaitu terutama

vakuola juga RE, kloroplas, dan mitokondria. Karena konsentrasi di vakuola lebih besar, maka pengangkutan Ca^{2+} dari sitosol ke vakuola harus pengangkutan aktif, karena melawan gradien. Serapan Ca^{2+} dari sitosol ke vakuola selain melalui $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^{+}$ (Hirschi *et al. dalam* Askerlund, 1997), juga melalui mekanisme Ca^{2+} -ATPase. Hal ini didukung hasil penelitian yang menunjukkan bahwa CaM menstimulasi Ca^{2+} -ATPase pada membran intraseluler, dan CaM dapat dijumpai di sitosol, plastida, mitokondria, dan nukleus. Ca^{2+} -ATPase memiliki korelasi yang tinggi dengan H^{+} -ATPase vakuola. Hal tersebut diperkuat dengan ditemukannya H^{+} -ATPase pada membran vakuola.

Retikulum endoplasmik (RE) juga merupakan organela tempat penumpukan Ca^{2+} internal (Evans *et al. dalam* Salisbury dan Ross, 1995) meskipun tidak sebanyak Ca^{2+} pada vakuola. Transpor Ca^{2+} dari sitosol ke lumen RE melalui mekanisme Ca^{2+} ATPase sitosol (Gilray dan Jones *dalam* Askerlund, 1997). Di kloroplas juga banyak terdapat Ca^{2+} terutama pada membran tylakoid (6.5-15 mM) tetapi Ca^{2+} bebas dalam stroma rendah sekali (2.4-6.3 μM) (Kreimer *et al. dalam* Marschner, 1995).

Kinerja Kalsium di Dalam Jaringan Tanaman

Tanaman menyerap kalsium dalam bentuk kation bivalen Ca^{2+} secara pasif mengikuti aliran transpirasi (Epstein dalam Gardner *et al.*, 1985). Keberadaan kalsium di dalam jaringan tanaman terdistribusi di lamela tengah, lapisan luar membran plasma, mitokondria, vakuola, dan sedikit di sitoplasma (Marschner, 1986). Di antara bagian tanaman tersebut yang mengandung kalsium dengan konsentrasi tinggi adalah lamela tengah dan lapisan luar membran plasma. Di bagian lamela tengah, kalsium terikat pada gugus R-COO^- dan merupakan kelompok asam poligalakturonat.

Menurut Gilroy *et al.* (1991), konsentrasi Ca^{2+} di dalam sitoplasma sel penjaga (*guard cell*) berperan dalam proses menutupnya stomata dan mekanisme kerjanya berhubungan dengan keberadaan hormon asam absisik (ABA). Asam absisik sebagai hormon terkait cekaman lingkungan terlibat dalam regulasi berbagai proses fisiologi melalui aksi sebagai molekul sinyal. Cekaman lingkungan yang berbeda termasuk suhu tinggi menghasilkan kenaikan ABA. ABA memfasilitasi proses adaptasi tanaman melalui modulasi *up or down* regulasi beberapa gen (Sopandie, 2014). Schroeder dan Hagiwara dalam Ward

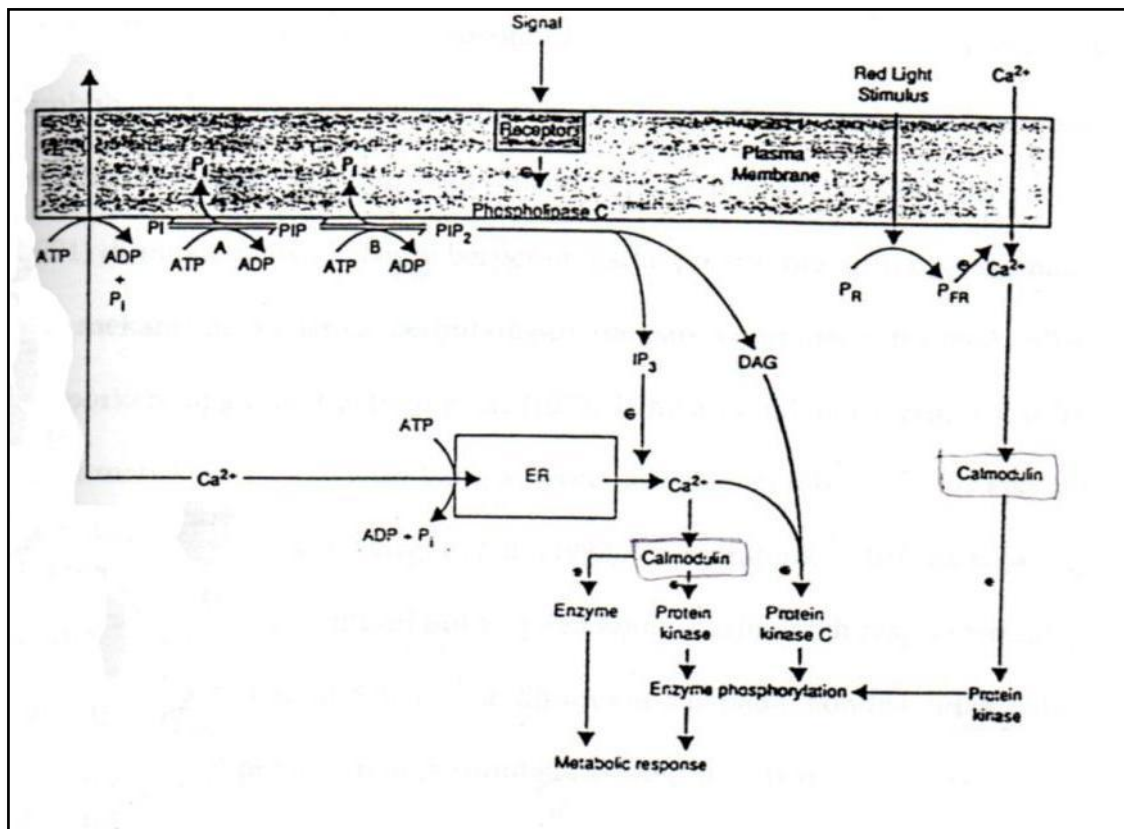
dan Schroeder (1994) memberikan informasi bahwa pengaruh hormon ABA terhadap menutupnya stomata selalu diikuti oleh peningkatan konsentrasi Ca^{2+} di dalam sitoplasma sel penjaga.

Pengaturan kalsium di dalam jaringan tanaman difasilitasi oleh kerja fitokrom (Roux *et al.* dalam Denis dan Turpin, 1990). Fitokrom terdiri atas dua bentuk yaitu fitokrom merah (P-red) dan fitokrom merah jauh (P-far red). Fitokrom merah maksimal menyerap sinar merah (660 nm) dan akan mengalami fototransformasi menjadi fitokrom merah jauh. Fitokrom merah jauh inilah yang dapat aktif mempengaruhi aktivitas metabolisme (Wilkins 1984 dan Reed, 1998). Sejalan dengan hal tersebut percobaan Marschner (1986) mengungkapkan bahwa daun mengandung banyak kalsium dalam bentuk kalsium pektat jika tanaman ditumbuhkan di bawah penyinaran dengan intensitas penuh dan membuat jaringan tanaman resisten terhadap degradasi poligalakturonase.

Denis dan Turpin (1990) memaparkan (Gambar 1) bahwa terdapat interaksi antara Ca^{2+} yang melewati membran plasma dengan aktivitas enzim fosfolipase dalam proses hidrolisis fosfatidylinositol yang selanjutnya akan dihasilkan diacylglycerol (DAG) dan inositol triphosphate (IP_3). Ca^{2+} intraseluler

sebagian akan terikat dalam retikulum endoplasmik (RE) dan sebagian akan diikat langsung oleh calmodulin (CaM, *calcium modulated protein*). Ca^{2+} yang terikat dalam retikulum endoplasmik segera dilepas dengan bantuan inositol triphosphate (IP_3). Sedangkan Ca^{2+} yang terikat langsung oleh calmodulin maupun diacylglycerol (DAG) akan mengaktifkan enzim diantaranya enzim protein kinase yang selanjutnya akan mempengaruhi proses metabolisme secara menyeluruh. Menurut Marschner (1986), protein calmodulin memegang peranan penting pada proses regulasi Ca^{2+} bebas di dalam sitoplasma dan aktivasi enzim.

Keberadaan dan penyesuaian komponen makromolekul baik secara kuantitatif maupun secara kualitatif merupakan penentu kemampuan adaptasi terhadap lingkungan. Hasil penelitian Yang *et al.* (1995) dan Saneoka *et al.* (1995) menunjukkan bahwa glycinebetaine berperan dalam pengaturan ketahanan tanaman terhadap cekaman lingkungan. Yancey *et al.* dalam Saneoka (1995) mengungkapkan bahwa senyawa betain berperan dalam pengaturan adaptasi tanaman terhadap cekaman lingkungan melalui pengaruhnya terhadap stabilisasi struktur tersier protein.



Gambar 1 : Keterlibatan Ca^{2+} dalam proses aktivasi Enzim (Dennis dan Turpin, 1990)

Peran Kalsium dalam Pengaturan Metabolisme Sel Tanaman

Untuk menyerap ion Ca dari lingkungan eksternal, diperlukan sejumlah energi. Diketahui distribusi serapan ion Ca (pada *CaM-binding* Ca^{2+} -ATPase) memiliki korelasi dengan pompa H^+ . Saling ketergantungan antara H^+ dan Ca^{2+} merupakan regulasi yang penting pada sel tanaman. H^+ -ATPase merupakan sistem transpor H^+ yang utama. Adanya transpor H^+ dari sitosol ke eksterior sel akan menurunkan pH eksterior sel, dan dapat meningkatkan pengangkutan Ca^{2+} melewati membran. Disamping menyebabkan penurunan pH eksterior, ATPase juga menyebabkan potensial membran menjadi sangat negatif. Negatifnya potensial membran plasma tentunya makin memperbesar influx Ca^{2+} melalui membran.

Sistem pengangkutan $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^+$ antiport juga memegang peran. Pengangkutan $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^+$ sangat bergantung pada gradien pH yang dibentuk H^+ -ATPase. Hal yang sama juga dikemukakan oleh Taiz & Zeiger (1991) bahwa konsentrasi ion Ca dalam sitosol dapat ditingkatkan melalui pertukaran ion Ca eksternal dengan ion hidrogen internal.

Peran Ca^{2+} (kalsium) selain terkait dalam regulasi calmodulin, kalsium juga berperan dalam

pengaturan metabolisme sel. Kalsium memainkan peran kunci pada pertumbuhan dan perkembangan tanaman, meregulasi berbagai proses seluler melalui kontrol transpor ion sampai ekspresi gen. Sebagian ekspresi gen dikontrol oleh Ca^{2+} sitosol, yang bekerja sebagai “signal transduksi”, misalnya gen chitinase, gen sporamin dan β amilase, dan gen yang meregulasi ikatan klorofil a/b (Marschner, 1995).

Peran Calmodulin Dalam Pengaturan Adaptasi Tanaman

Ismail (1998) menyatakan bahwa respon tanaman terhadap cekaman lingkungan berbeda-beda tergantung genotipe tanamannya. Perbedaan tersebut berkaitan dengan perbedaan toleransi dari setiap genotipe tanaman terhadap cekaman.

Reddy (1995) menyatakan bahwa calmodulin terdapat pada organisme eukariotik sebagai mediator utama dalam kaitannya dengan peran kalsium. Calmodulin ditemukan pertama kali dalam sel hewan sebagai aktivator dari nukleotida phosphodiesterase; di dalam organ tanaman calmodulin telah ditemukan dan dikarakterisasi (Da-Ye Sun *et al.*, 1995). Sejak calmodulin ditemukan, banyak penelitian menangani keterkaitan calmodulin dengan efek intraseluler pada sel tanaman.

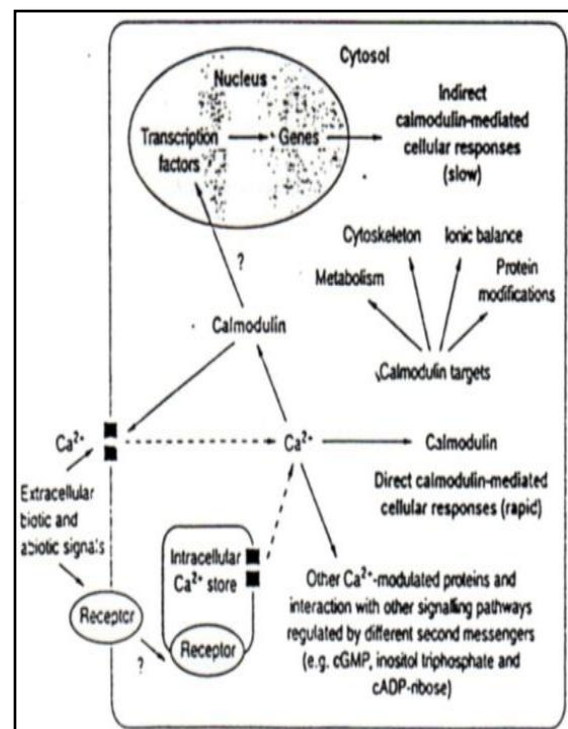
Pada Gambar 2 (Snedden dan Fromm, 1998) memaparkan bahwa rangsangan lingkungan biotik (keberadaan organisme pengganggu) maupun abiotik (salinitas, kekeringan, penggenangan, suhu tinggi, suhu rendah) dalam banyak kasus akan memberikan perubahan kandungan Ca^{2+} di dalam sitoplasma dan atau organel khususnya nukleus. Peningkatan Ca^{2+} tersebut memicu terjadinya perpaduan antara Ca^{2+} dengan calmodulin yang kemudian akan mempengaruhi berbagai proses di dalam jaringan tanaman seperti metabolisme, sitoskeleton, keseimbangan ion, dan modifikasi protein. Respon Ca^{2+} -calmodulin terhadap signal lingkungan dapat ditanggapi langsung secara cepat atau secara lambat.

Calmodulin memainkan peran penting pada regenerasi dinding sel protoplasma dan memicu pembelahan sel. Regenerasi dinding sel bertambah sekitar 29-60% oleh perlakuan penambahan 5 atau 10 mg ml^{-1} CaM dan pembelahan sel akan optimum pada konsentrasi 10 mg ml^{-1} CaM. Stabilisasi dinding sel juga berperan dalam upaya tanaman bertahan terhadap cekaman lingkungan. Stabilisasi dinding sel tersebut ditentukan oleh keberadaan kalsium pektat (Marschner, 1995). Dikatakan bahwa Ca^{2+} - Calmodulin

merespon dengan cepat terhadap rangsangan lingkungan.

Di dalam sel, calmodulin sangat respon terhadap signal fisik dan hormonal. Reddy (1995) menegaskan bahwa mRNA calmodulin dirangsang keberadaannya oleh auxin dan ekspresi calmodulin secara cepat diinduksi setelah adanya rangsangan fisik seperti sentuhan, angin dan pelukaan.

Rangsangan tersebut dapat disebabkan karena cekaman lingkungan yang akan mengaktifkan ekspresi gen dan aktivitas metabolisme, sehingga memunculkan sifat toleransi tanaman terhadap cekaman lingkungan.



Gambar 2 : Transduksi ransangan oleh Ca^{2+} - Calmodullin pada tanaman (Snedden dan Fromm, 1998).

PENUTUP

Banyaknya desakan kepentingan perumahan dan industri menyebabkan laju penurunan luas lahan subur untuk pertanian semakin meningkat. Permasalahan tersebut memaksa pengembangan usaha pertanian harus mengarah pada penggunaan lahan-lahan bermasalah (marjinal) dengan berbagai permasalahan cekaman lingkungan. Lahan marginal tersebut antara lain lahan kering, lahan masam dan lahan terpengaruh garam.

Salah satu alternatif dalam mendukung upaya peningkatan produksi tanaman pangan pada lahan marginal adalah pemanfaatan tanaman toleran. Tanaman toleran tersebut sangat berkaitan dengan peran kalsium (Ca) dan calmodulin (CaM, *calcium modulated protein*) yaitu suatu protein fungsional di dalam sel. Kinerja Ca^{2+} -Calmodulin dalam pengaturan adaptasi tanaman terhadap cekaman lingkungan dapat melalui dua kemungkinan, yaitu: Ca^{2+} -Calmodulin dapat menimbulkan kekuatan fisik tanaman melalui integritas membran tanaman dan Ca^{2+} -Calmodulin dapat mempengaruhi kegiatan fisiologi tanaman melalui pengaruhnya terhadap aktivitas metabolisme, keseimbangan ion dalam sitoplasma, aktivitas hormon pengatur tumbuh dan pengaturan modifikasi protein. Dengan meningkatnya stabilitas membran, maka

tanaman mampu beradaptasi terhadap cekaman lingkungan. Rangsangan dari lingkungan akan mengaktifkan ekspresi gen dan aktivitas metabolisme, sehingga memunculkan sifat toleransi tanaman terhadap cekaman lingkungan.

DAFTAR PUSTAKA

- Askerlund, P. 1997. Calmodulin-stimulated Ca^{2+} -ATPase in vacuolar and plasma membranes in cauliflower. *Plant Physiol.* 114:999-1007.
- Da-ye Sun, Yian-qing Buan, Bao-hua Zhao, Lian-Yuan Zhao, Xian-Ming Yu, and D. Shengjun. 1995. The effects of extracellular calmodulin and cell wall regeneration of protoplast and cell division. *Plant Cell Physiol.* 36(1): 133-138.
- Denis, D.T. and D.H. Turpin. 1990. *Plant physiology, biochemistry and molecular biology.* Longman Scientific & Technical. New York.
- Djukri. 2009. Regulasi ion kalsium (Ca^{2+}) dalam tanaman untuk menghadapi cekaman lingkungan. Prosiding Seminar Nasional Penelitian, Pendidikan dan Penerapan MIPA, Fakultas MIPA, Universitas Negeri Yogyakarta, 16 Mei 2009.
- Gardner, F. P ; R. B. Pearce ; R. L. Mitchell. 1991. *Fisiologi Tanaman Budidaya.* Penerbit Universitas Indonesia. Jakarta.
- Gedoan, S.P., Indradewa D dan Syukur A. 2004. Tanggapan Varietas Kacang Tunggak Terhadap Cekaman Salinitas. Fakultas

- Pertanian, Universitas Gadjah Mada.
- Gilroy, S., M.D. Fricker, N.D. Read and A.J. Trewavas. 1991. Role of calcium in signal transduction of *Commelina* guard cells. *Plant Cell* 3:333-344.
- Hopkins, W. G. 2004. Introduction to Plant Physiology. Third Edition. John Wiley & Sons. New York.
- Hwang, Fy., S. Philosoph-Hadas, S. Meir, D.A. Callahan, B. Sabato, A. Zelcer and P.K. Hepler. 1997. Increases in cytosolic Ca^{2+} in Parsley mesophyll cells correlated with leaf senescence. *Plant Physiol.* 115:51-60.
- Hwang, I., D.U. Ratterman and H. Sze. 1997. Distinction between endoplasmic reticulum-type and plasmamembrane-type Ca^{2+} pump. *Plant Physiol* 113:535-548.
- Ismail I. 1998. Peranan Na dan Substitusi Parsial KCl oleh NaCl Dalam Pertumbuhan dan Produksi Tebu (*Saccharum officinarum* L.) serta Pengaruhnya terhadap Sifat Kimia Tanah [Disertasi]. Bogor: Program Pasca Sarjana IPB. hal 7 – 26.
- Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Second Edition. Acad. Press. London.
- Nasution M. 2006. Diversifikasi Titik Kritis Pembangunan Pertanian Indonesia Pertanian Mandiri. Jakarta: Penebar Swadaya.
- Nugraheni, I.T., Solichatun dan Anggarwulan E. 2003. Pertumbuhan dan Akumulasi Prolin Tanaman Orak-Orak (*Crotalaria juncea* L.) pada Salinitas $CaCl_2$ Berbeda. *BioSMART*. vol 3 (2):1.
- Prasetyo, B.H., D. Subardja dan B. Kaslan. 2005. Ultisols dari bahan vulkan andesitik di lereng bawah G. Ungaran. *Jurnal Tanah dan Iklim* 23: 1-12.
- Reddy, A.S.N. 1995. Calcium as a messenger in stress signal transduction. *Dalam Handbook of plant and crop physiology*. Marcel Dekker, Inc. New York. P:719-732.
- Salisbury, F. B. and C.W. Ross. 1992. Plant Physiology. 4rd Edition. Wadsworth Pub. Co. Belmont.
- Saneoka, H., C. Nagasaka, D.T. Hahn, W. J. Yang, G.S. Premachandra, R.J. Joly, and D. Rhodes. 1995. Salt tolerance of glycinebetaine and containing maize lines. *Plant Physiol.* 107:631-638.
- Shabala, S.N., I.A. Newman and J. Morris. 1997. Oscillation in H^+ and Ca^{2+} ion fluxes around the elongation region of corn root and effects of external pH. *Plant Physiol* 113:111-118.
- Snedden, W.A. and H. Fromm. 1998. Calmodulin, calmodulin-related proteins and plant responses to the environment. *Plant Sci.* 3(8):299-304.
- Subagyo, H., N. Suharta dan A.B. Siswanto. 2004. Tanah-tanah pertanian di Indonesia. Halm. 21-66. *Dalam* A. Adimihardja, L.I. Amien, F. Agus, D. Djaenuddin (Ed.). Sumberdaya Lahan Indonesia dan Pengelolaannya. Pusat Penelitian dan Pengembangan Tanah dan Agroklimat, Bogor.
- Taiz, L and E. Zeiger. 1991. Plant Physiology. The Benjamin/Cumming Pub. Co. Inc. New York.
- _____. 2002. Plant Physiology. Third Edition.

- Sinauer Associates.
Massachusetts.
- Welles, J.M. and J.M. Norman. 1991. Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agron J.* 83:818-825.
- Wilkins, M. B. 1984. *Advanced plant physiology*. Pitman Publish. Limited. London.
- Yamashita, K., Y. Yamamoto. 1996. Characterization of an anion transporter in the _____ plasma membrane of barley roots. *Plant Cell Physiol.* 37(7):949-958.
- Yang, W.J., A. Nadolska-Orczyk, K.V. Wood, D.T. Hahn, P.J. Rich, A.J. Wood, H. Saneoka, G.S. Premachandra, C.C. Bonham, J.C. Rhodes, R.J. Joly, Y. Samaras, P.B. Goldsbough, and D. Rhodes. 1995. Near-isogenic lines of maize differing for glycinebetaine. *Plant Physiol.* 107:621-630.